

**RECHERCHES SUR LA PHYLOGENÈSE
DU DÉVELOPPEMENT. MISE EN ÉVIDENCE
D'UNE SÉRIE DE TROIS ÉTATS
DANS LE GENRE *BERTIERA* (RUBIACÉES)**

par Jean-François LEROY

RÉSUMÉ : Les travaux de F. et N. HALLÉ (1960-1970) qui ont fait connaître l'existence de trois espèces à inflorescences axillaires dans le genre *Bertiera*, genre classiquement défini comme à inflorescences terminales, ont été développés sur le plan théorique. Ils ont permis de poursuivre l'esquisse, et dans une voie déjà ouverte (8), d'une théorie de la phylogénèse du développement.

SUMMARY: The investigations of F. and N. HALLÉ (1960-1973) have shown three species with axillary inflorescences among the genus *Bertiera*, the representatives of which generally are known with terminal inflorescences. Our work, established on a basis of theoretical considerations, led us to conceive a new hypothesis relative to the phylogeny of the development. According to this hypothesis, the axillary inflorescence is the homologue of the hapaxanthous branch, the first originating from the latter.

* *

Le genre *Bertiera* Aublet (1), composé d'une cinquantaine d'espèces tropicales, afro-asiatiques et américaines, a été divisé en deux sous-genres (2, 3); c'est cependant un genre homogène, naturel, bien délimité, présentant certains caractères très particuliers, notamment dans l'organisation du stigmate en rapport avec la disposition des anthères. Jusqu'en 1960, il était donné comme à inflorescences terminales, sur rameaux latéraux, et le développement n'en avait pas été analysé. Les travaux récents [F. HALLÉ, 1967 (5); N. HALLÉ, 1963 (4); 1970 (3); F. HALLÉ et R.-A.-A. OLDEMAN, 1960 (6)] ont marqué deux étapes dans notre connaissance du genre. L'une en montrant qu'il existait deux mécanismes de développement chez les espèces à inflorescences terminales, l'autre en révélant l'existence de trois espèces à inflorescences axillaires.

ESPÈCES A PORT « RAMIFIÉ »,
 À INFLORESCENCES TERMINALES SUR RAMEAUX LATÉRAUX

La tige orthotrope est monopodiale. Dans le cas général, les rameaux sont plagiotropes à floraison terminale et à développement sympodial, mais, chez une espèce au moins, *B. racemosa* (G. Don) K. Schum., les branches sont monocarpiques. Dans l'étude de ce qu'ils appellent le « modèle de Petit », monopode à croissance continue et à branches sympodiales où prend place la grande majorité des *Bertiera*, F. HALLÉ & OLDEMAN ont posé le problème de la variation offerte par le *B. racemosa*, qu'ils associent sous cet angle, et à juste titre, au *Schumanniphyton magnificum*, autre Rubiacée-Gardéninée des plus remarquables que nous avons considérée ailleurs (7). Cette variation se double même, à leurs yeux, d'une autre, à savoir : la tendance à la réduction et à la simplification des articles qui, poussée à l'extrême, « donnerait à la branche latérale une signification purement sexuelle. L'arbre aurait alors une architecture monocaule avec inflorescences latérales (modèle de CORNER)... ».

On est surpris de voir que, s'étant soumis au commandement taxonomique pour associer dans une même catégorie les deux mécanismes, les auteurs n'aient pas envisagé de filiation entre la branche monocarpique, caractère taxé de « franchement marginal », et la branche sympodiale.

Quant à la deuxième variation, c'est par référence à une série assez hétérogène comprenant des Rubiacées, une Euphorbiacée, une Malvacée, une Icacinacée que la conclusion a été amenée. Mais cette filiation *typologique* a-t-elle quelque rapport avec le problème en cause ?

ESPÈCES MONOCAULES A INFLORESCENCES AXILLAIRES

Les observations de F. HALLÉ (1961), en Côte d'Ivoire, amenèrent le taxonomiste à admettre qu'une espèce au moins était à inflorescences axillaires : elle fut nommée *B. fimbriata* (A. Chev. ex Hutch. & Dalz.) Hepper (1962) (9). Par la suite, deux autres espèces, identifiées par N. HALLÉ (1963), montrèrent le même caractère : *B. adamsii* (Hepper) N. Hallé, *B. bicarpellata* (K. Schum.) N. Hallé. Comme on le voit d'après les combinaisons nomenclaturales, aucune de ces espèces, insolites par leur port et leur mode de floraison, mais cependant typiques, dans tous leurs autres caractères, du genre *Bertiera*, n'avait été tout d'abord correctement reconnue. Par ailleurs, les modes de développement mis à part, rien ne les rapproche entre elles, comparativement aux autres espèces du *Bertiera*, sous-genre *Bertiera*, où elles viennent tout naturellement se situer sans y constituer de sous-groupe spécial (3).

Il ne semble pas que la véritable originalité de ces plantes ait été saisie. « Les *B. simplicicaulis* (= *B. bicarpellata*), *fimbriata*, et *adamsii* à fruits respectivement bleus, blancs et rouges, sont les seuls *Bertiera* à inflorescences axillaires » écrit N. HALLÉ (1963, p. 299). Par ailleurs il note au sujet du *B. fimbriata* : « tiges subherbacées, dressées, généralement non

ramifiées »; au sujet du *B. adamsii* : « petites tiges sous-ligneuses dressées et non rameuses »; au sujet du *B. simplicicaulis* : « caulis unicus lignosus... »

A nos yeux, ces trois espèces sont d'un extrême intérêt non pas seulement parce que de leur fait se trouve introduite la notion d'une variation de grande amplitude dans le mode de développement, mais parce que les conditions de la variation permettent de saisir des corrélations fondamentales. En d'autres termes une loi de variation peut être énoncée : Port « ramifié » à inflorescence terminale sur rameaux latéraux et port monocaule à inflorescences axillaires expriment deux états d'un même processus de développement. Dans le cadre d'une théorie morphologique nous nous trouvons strictement devant un impératif d'homologation entre l'inflorescence axillaire portée par la tige et le rameau latéral à inflorescence terminale. Si nous acceptons l'inflorescence axillaire comme dérivée, deux phénomènes sont intervenus : 1) une contraction de l'inflorescence, fait observable chez plusieurs espèces de *Bertiera*; 2) la suppression de la phase végétative du rameau latéral par accélération onotogénétique. Chez certaines espèces (*B. orthopetala*) cette phase est d'ailleurs courte (1-2 couples de feuilles).

LES TROIS ÉTATS DE LA PHYLOGÉNÈSE DU DÉVELOPPEMENT

L'interprétation à laquelle nous avons été conduit nous amène à reconnaître trois états dans la phylogénèse du développement chez les *Bertiera* (tableau) :

1. Tige monopodiale à inflorescences axillaires (3 espèces).
2. Tige monopodiale à branches monocarpiques (*B. racemosa*).
3. Tige monopodiale à branches sympodiales (*B. bracteolata*, etc.).

Ces trois états s'ordonnent logiquement comme nous les avons disposés, et il n'y a aucune coupure essentielle entre eux. La série est cependant taxonomiquement quelque peu hétérogène et donc légèrement typologique mais les recherches étant inachevées, on peut espérer l'améliorer un jour par approfondissement des connaissances. La même séquence a déjà été mise en évidence antérieurement (7) mais par référence à trois genres apparentés et donc sur un plan à caractère typologique plus accentué. Certes, il peut paraître choquant d'unifier par la loi des mécanismes apparemment aussi dissemblables que ceux offerts par le *B. adamsii*, plante subherbacée, et le *B. racemosa*, petit arbre de 10 m de haut, mais de façon générale la théorie est contraignante, qu'elle soit d'ordre taxonomique (F. et N. HALLÉ) ou, ici, d'ordre morphologique; il arrive souvent aussi qu'elle ne soit pas évidente.

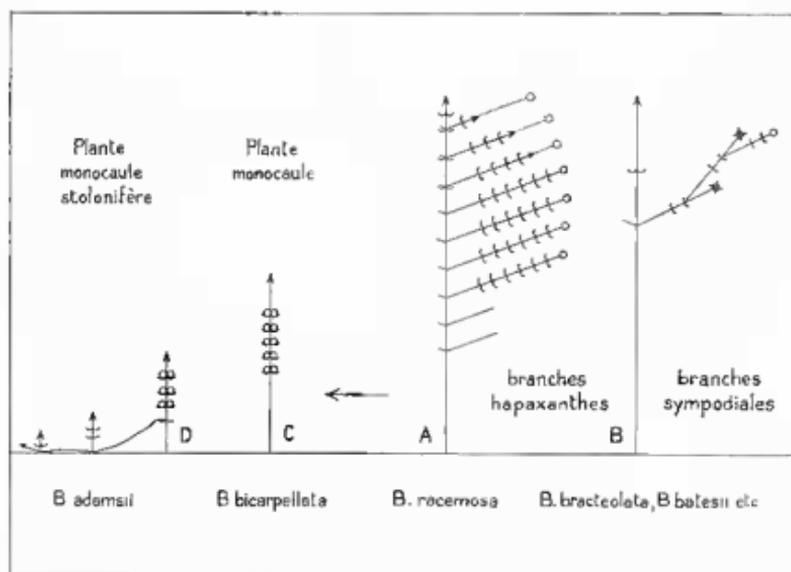


Tableau. — Phylogénèse du développement dans le genre *Bertiera* d'après notre hypothèse. Les tiges sont à développement indéfini. Les inflorescences sont représentées par un cercle. En A, le devenir des jeunes rameaux a été figuré en pointillé. En B, on a représenté un seul rameau à trois articles (les cercles surchargés d'une croix représentent d'anciennes inflorescences). On peut admettre que le rameau hapaxanthe (A) devient une inflorescence axillaire (C, D) par accélération ontogénétique.

LE SENS DE LA FILIATION

Mais quel est l'état originel dans le processus réel de l'évolution? Dans notre étude sur le *Mantalanía* et sur le *Schumanniohyton* (7), nous trouvant dans des conditions comparables, nous avons été conduit à admettre le caractère vestigial de l'inflorescence terminale sur rameaux latéraux, les plantes *entièrement* monopodiales, ayant acquis le pouvoir de ramification (*Mantalanía*) nous paraissant presque à coup sûr dérivées. Dans notre conception, ni le *Bertiera racemosa*, ni le *Schumanniohyton magnificum*, à branches monocarpiques, n'ont vraiment « découvert » le phénomène de ramification. Qui plus est, et par extension, celui-ci reste inconnu dans l'immense courant représenté par les *Bertiera* et les *Schumanniohyton* à branches sympodiales, le rameau devant être dans notre vue à développement indéfini. Comment imaginer, d'autre part, qu'une plante à branches hapaxanthes puisse descendre d'une plante ramifiée? Qu'une branche sympodiale puisse procéder phylétiquement d'une inflorescence? De façon générale l'observation du développement ontogénétique nous apprend que le rameau à inflorescence terminale précède l'inflorescence axillaire, celle-ci étant

cependant l'homologue de celui-là. Sans doute a-t-on montré, chez l'*Elwis guineensis* par exemple (10) que des bourgeons axillaires voués à produire des inflorescences pouvaient se développer végétativement mais on n'obtenait pas pour autant des inflorescences terminales.

S'il est surprenant que deux des trois *Bertiera* entièrement monopodiaux « ignorent » la ramification, elle est cependant représentée dans ce groupe, et sous une forme particulièrement remarquable, chez la troisième espèce, le *B. adamsii*. Les trois espèces sont d'ailleurs à des degrés d'évolution différents et la variation touchant le développement est intervenue indépendamment dans chaque cas (évolution parallèle). Le *B. adamsii* est une plante haute de quelque 20 centimètres chez laquelle les rameaux latéraux à croissance indéfinie ont trouvé une adaptation nouvelle : la reproduction par stolons.

RÉPONSE A QUELQUES OBJECTIONS INÉDITES¹

1. « Pourquoi états et non pas modèles architecturaux? »

RÉPONSE : La notion de modèle ne comporte aucune implication quant à la filiation; elle relève strictement de la définition théorique des mécanismes et de leur classification mais reste parfaitement compatible avec celle d'état, à laquelle elle doit conduire, comme la classification naturelle, dans ses progrès successifs au XVIII^e siècle, a fini par rejoindre la notion nouvelle de transformisme, et, ainsi, par imposer la saisie par l'esprit d'un nouveau niveau qualitatif.

2. « Pourquoi la présence de deux modèles au sein d'un même genre constitue-t-elle une loi? Pourquoi n'est-ce pas seulement une constatation? »

RÉPONSE : La classification naturelle ou classification objective du XVIII^e siècle résultait d'un effort d'analyse, en somme d'un acte de constatation. Le niveau légal fut atteint lorsque l'analyse fit apparaître la coïncidence entre le plan de la constatation et celui du lien génétique. On retrouve la notion de niveau qualitatif précédemment avancée.

En ce qui nous concerne, voici la constatation : nous sommes devant trois sortes de mécanismes de développement chez *Bertiera*. Il y a recherche de la loi quand on tente de répondre aux questions suivantes : y a-t-il des rapports entre ces mécanismes? Dans l'affirmative sont-ils d'ordre phylétique? S'il y a filiation, quels en sont le sens, les modalités...? Leur classification naturelle doit, selon nous, conduire à la reconnaissance de rapports objectifs, et, si la loi semble une constatation, nous nous en réjouissons, c'est que le degré d'analyse est parfait : le consensus devrait être général.

3. « Les expressions de *commandement taxonomique* et de *filiation typologique* » laissent mon correspondant perplexe.

1. Formulées par un correspondant.

RÉPONSE : Quand, dans un genre établi rigoureusement comme naturel, se rencontrent plusieurs mécanismes de développement, on a le devoir d'admettre des rapports de filiation entre ces mécanismes. C'est ce que j'appelle le *commandement taxonomique*. Et c'est par l'emploi de ce commandement que la taxonomie apporte une aide capitale à la recherche morphologique.

F. HALLÉ & OLDEMAN se plient au commandement taxonomique quand ils écrivent : « Deux espèces de cette liste, *Bertiera racemosa* et *Schumanniphyton magnificum*, se distinguent des autres par le fait que les branches sont constituées, non pas d'un enchaînement d'articles, mais d'un article unique. Chez ces deux espèces, les branches sont monocarpiques; l'*existence d'espèces voisines* (souligné par moi J.-F.L.) à branches typiquement articulées nous incite à ne pas les séparer du modèle de Petit, malgré leur caractère franchement marginal » (Essai, p. 63-64).

La filiation typologique peut être fort éloignée de la réalité taxonomique; elle est par définition une filiation théorique et abstraite, un enchaînement idéal et idéal. Superstructure largement imaginative pouvant être dangereuse, elle n'est de grand intérêt que dans la mesure où les points d'accrochage objectifs en sont significatifs.

4. « Pourquoi un ensemble taxonomiquement hétérogène serait-il typologique? Les modèles architecturaux ont été empruntés par de très nombreux organismes taxonomiquement fort éloignés les uns des autres : certains n'étaient pas des Angiospermes... »

RÉPONSE : Par définition, après les précisions ci-dessus rappelées, la typologie, le degré typologique se mesure à l'hétérogénéité taxonomique; il est d'autant plus grand qu'il est plus éloigné de la réalité taxonomique.

5. « La découverte de trois modèles chez *Bertiera* » ne marquerait pas une « étape fondamentale dans la connaissance du genre ». Ce serait « une observation tout à fait élémentaire ».

RÉPONSE : Cette remarque est intéressante sous l'angle méthodologique car elle semble se rattacher par l'esprit à celle précédemment évoquée sur les notions de constatation et de loi.

Une constatation élémentaire ne saurait marquer un progrès considérable dans la connaissance? L'histoire des sciences abonde cependant en exemples qui démentent cette affirmation. Par ailleurs cette prétendue constatation élémentaire établit la base de développements théoriques de grand intérêt à mes yeux.

6. J'ai gardé pour la fin deux critiques plus embarrassantes. La première concerne le sens de la filiation : n'aurais-je pas dû présenter aussi l'hypothèse du sens inverse de celui qui m'a paru probable, avec ses implications? La seconde me met en demeure de répondre pourquoi le rameau devrait être par définition à développement indéfini?

RÉPONSE : Nous l'avons noté dans notre précédent article sur les *Mantalanía* et *Pseudomantalanía* : la floraison terminale sur rameaux latéraux en bloquant ceux-ci tend à les annuler; parfois les branches sont même typiquement hapaxanthes (*Schumanniophyton*), et la plante est pratiquement monocaule, le rameau assimilable à un pédoncule inflorescentiel. Certes, il existe un mécanisme qui a eu un immense succès dans l'évolution des Angiospermes : le développement sympodial, mais c'est un mécanisme apparenté où n'intervient aucune réforme profonde du fonctionnement puisque tous les rameaux sont successivement annulés. On peut conventionnellement, en se plaçant sur le plan de la phylogénèse, admettre que la ramification n'a été vraiment achevée que le jour où a été produit le rameau végétatif indéfiniment monopodial. La tige à développement monopodial indéfini est sans doute un progrès dans l'évolution des arbres par rapport à la tige des plantes hapaxanthes; et aussi par rapport à la tige sympodiale. On doit penser de même en ce qui concerne les axes d'ordre supérieur.

Le sens de la filiation doit être considéré dans le cadre de ces considérations : la plante monocaule à branches hapaxanthes semble primitive par rapport à la plante monocaule à floraison axillaire (cas du *B. bicarpellata*); elle semble dérivée par rapport aux mécanismes sympodiaux (*B. bracteolata*).

BIBLIOGRAPHIE

1. WERNHAM H. F. — A revision of the genus *Bertiera*, Journ. Bot. **50** : 110-117 et 156-164 (1912).
2. HALLÉ N. — Sur les « *Bertiera* » (*Rubiaceae*) d'Afrique. Not. Syst. **16**, 3-4 : 280-292 (1960).
3. — Rubiacées in Flore du Gabon **17** : 32-69 (1970).
4. — Espèces africaines nouvelles de *Bertiera* (*Rubiaceae*). *Adansonia*, **3**, 2 : 294-306 (1963).
5. HALLÉ F. — Étude biologique et morphologique de la tribu des Gardéniées (*Rubiaceae*), Mémoires O.R.S.T.O.M. **22** (1967).
6. HALLÉ F. & OLDEMAN R.-A.-A. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris (1970).
7. LEROY J.-F. — Sur l'organisation et le mode de développement d'un très remarquable ensemble naturel de Rubiacées-Gardéniées de Madagascar. Comptes Rendus **277**, sér. D : 1657-1659 (1973).
8. — Recherches sur les Rubiacées de Madagascar. Les genres *Mantalanía* et *Pseudomantalanía* (Gardéniées). *Adansonia* (1974).
9. HEPPER F. N. — Notes on tropical African Rubiaceae. III. Kew Bull. **16**, 2 : 329 (1962).
10. HENRY P. — Problèmes de ramification chez les Palmiers. Mém. Soc. Bot. France : 99-107 (1971).

Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E.
et
Laboratoire de Phanérogamie
Museum, PARIS.